Rapports des Gerardiides avec les Zoanthides et les Antipathaires.

Par J. Roche et A. Tixier-Durivault.

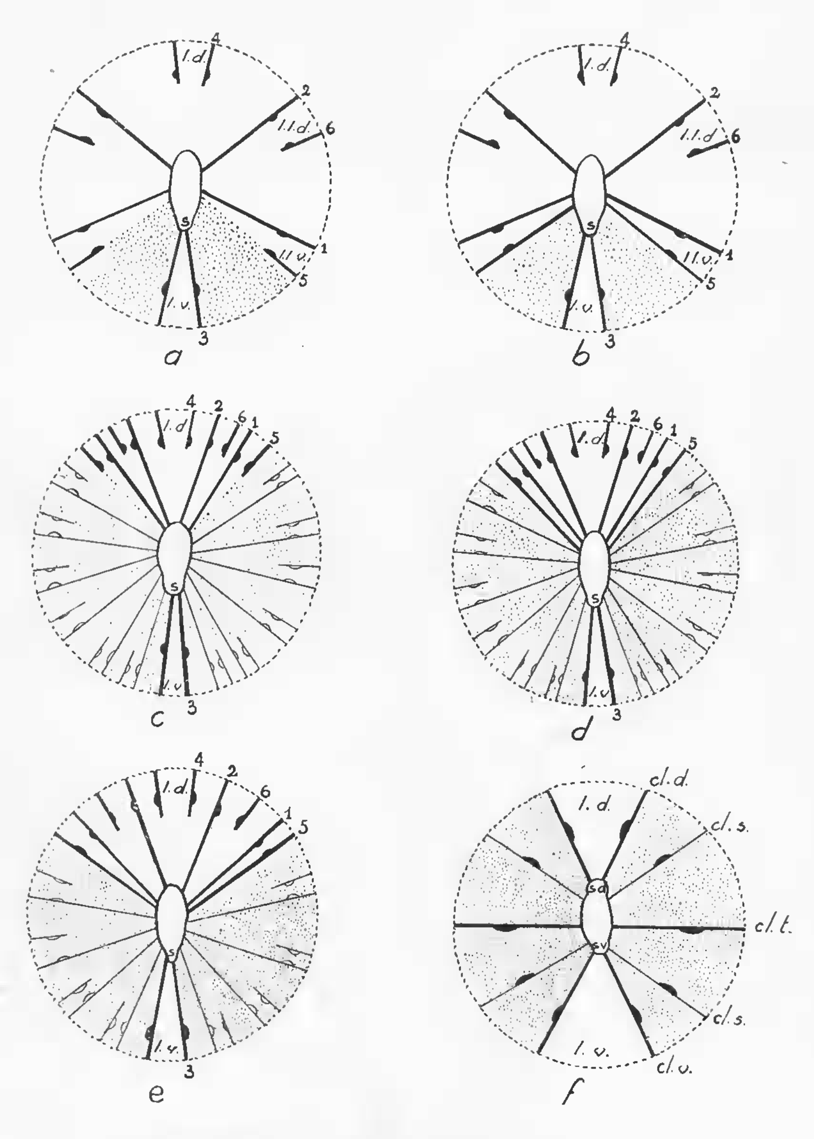
Le polypier de *Gerardia savaglia* (Bertolini) a été décrit depuis fort longtemps, mais la place exacte de cet Hexacoralliaire parmi les Cnidaires a fait l'objet de nombreuses controverses. Les anciens auteurs, ne s'attachant qu'à l'aspect extérieur du polypier noirâtre et ramifié, en ont fait tantôt un Gorgonaire (Pallas, 1766), Bertolini (1819), Lamarck (1836), tantôt un Antipathaire (Lamarck, 1819), Nardo (1844), Haime (1849), Gray (1857), Milne-Edwards et Haime (1857). En 1864 et 1865, Lacaze-Duthiers aborda une rapide étude anatomique et histologique de *Gerardia* tout en lui conservant une place parmi les Antipathaires. Verrill (1866-1869), Hæckel (1875), Nardo (1876) et Bell (1891) n'apportèrent aucune modification systématique bien que Pourtalès (1871), Brook (1889) et van Beneden (1898) aient entrevu la possibilité de rapprochement entre les polypes des Zoanthaires et ceux de *Gerardia*. En 1895, Carlgren compléta les études anatomiques et histolo giques de Lacaze-Duthiers, de Bell, de Haddon, de Shackleton (1891) et rattacha *Gerardia savaglia* (Bertolini) aux Zoanthaires.

En fait, *Gerardia* est un Hexacorallaire colonial très particulier puisque, contrairement à tous les Zoanthaires, il possède un polypier corné et rameux recouvert d'une mince couche de cœnenchyme, comme les Antipathaires.

I. Caractères morphologiques et anatomiques des Gérardiidés.

La classification des divers Ordres des Hexacoralliaires étant basé sur l'organisation des zoïdes il convient tout d'abord d'étudier soigneusement polypes et polypier pour déterminer les analogies et les différences qui justifient le maintien de la famille des Gérardiidés dans l'Ordre des Zoanthaires. Nous les exposerons avant de les confronter avec les résultats de l'étude chimique des scléroprotéines constituant l'axe corné de *Gerardia* et des Antipathaires.

Les polypes de *Gerardia* présentent un petit nombre de tentacules simples, coniques, rétractiles, disposés suivant deux cercles péribuccaux altérnes ; les tentacules de la couronne externe sont plus



Coupe schématique des cavités gastriques des polypes : *a* : de jeune Zoanthaire ; *b* : du jeune Gérardiidé ; *c* : de Zoanthidé brachycnémique adulte ; *d* : de Zoanthidé macrocnémique adulte ; *e* : de Gérardiidé adulte ; *f* : d'Antipathaire adulte ; *l.d.* : loge dorsale ; *l.v.* : loge ventrale ; *l. l.d.* : loge latéro-dorsale ; *l.l.v.* : loge latéro-ventrale ; *s* : siphonoglyphe ; 1, 2, 3, 4, 5, 6 : macroseptes et microseptes ; *cl. d.* : cloison dorsale ; *cl. s.* : cloison secondaire ; *cl. t.* : cloison transversale ; *cl. v.* : cloison ventrale ; *s. d.* : siphonoglyphe dorsal ; *s. v.* siphonoglyphe ventral; zone pointillée : zone d'accroissement des septes.

petits que ceux de la rangée interne. Nous avons constaté que leur nombre est variable pour les zoïdes d'une même colonie : il est habituellement de 24, plus rarement de 26 ou de 28, ce qui justifie à la fois les observations de Lacaze-Duthiers (24) et de Carlgren (26 ou 28). Or les polypes des Zoanthidés présentent, eux aussi, un petit nombre (pas toujours un multiple de 6) de tentacules simples, coniques, rétractiles, répartis en deux cercles périoraux alors que les zoïdes d'Antipathaires ne possèdent, d'une façon presque constante (seul *Dendrobrachia* a 8 tentacules rétractiles et pinnulés), que 6 tentacules coniques, non rétractiles, dont un dorsal et un ventral, et deux paires de latéraux situés légèrement plus près de la bouche que les deux médians.

La bouche, allongée longitudinalement, donne accès dans un pharynx pourvu, chez *Gerardia* comme chez les Zoanthidés, d'un seul siphonoglyphe, ventral, fortement développé ; par contre, chez les Antipathaires, le pharynx est muni de deux siphonoglyphes peu accentués, l'un ventral et l'autre dorsal.

La cavité gastrique des polypes de Zoanthaires est divisée en loges par suite de l'existence de paires de cloisons inégales, disposées par couples. Primitivement (fig. 1, *a*) chaque zoïde comporte 6 paires de cloisons, dont 3 de grosse taille, complètes et fertiles, les macroseptes (1, 2, 3) allant de la paroi du polype au pharynx et munies d'un filament mésentérique et 3 de petite taille, incomplètes, les microseptes (4, 5, 6), stériles et dépourvues de filament mésentérique (sauf *Palæozoanthus*). Ces cloisons déterminent ainsi une loge ventrale parfaite, directrice, limitée par deux macroseptes ventraux (3) à faces musculaires externes, une loge dorsale directrice limitée par deux microseptes dorsaux (4) à faces musculaires externes et deux paires de loges latérales à faces musculaires internes formées d'un macrosepte dorsal (1, 2) et d'un microsepte ventral (5, 6). Cette disposition typique des cloisons d'un Zoanthaire jeune ne se retrouve que chez quelques Zoanthidés (brachycnémiques) fig. 1, a)) ; chez tous les autres Zoanthidés (macrocnémiques) et les Gérardiidés (fig. 1, *b*) la cloison 5 étant un macrosepte, l'une des paires des loges latérales est formée de deux macroseptes (5, 1), l'autre paire étant limitée par un macrosepte dorsal (2) et un microsepte ventral (6). L'accroissement du nombre des cloisons s'opère toujours suivant deux zones latérales symétriques situées de part et d'autre de la loge directrice ventale, entre les cloisons 3 et 5 ; les cloisons surajoutées, à muscles longitudinaux internes, ont une disposition régulière, un macrosepte ventral alternant constamment avec un microsepte dorsal (fig. 1, *c*, *d*). Chez *Gerardia* (fig. 1, *e*) il existe fréquemment 28 cloisons dérivant du type primitif macrocnémique : 6 paires de cloisons primaires et 8 paires de cloisons secondaires, c'est-à-dire 16 microseptes et 12 macroseptes. Parfois certains polypes n'ont

que 26 cloisons, comme l'assure Lacaze-Duthiers, mais la plupart des zoïdes ont 28 septes, comme l'affirme Carlgren.

Par contre, la cavité gastrique des polypes d'Antipathaires est primitivement divisée par trois paires de cloisons complètes s'insérant sur la paroi du polype et le pharynx, non disposées par couples, dissemblables et non équidistantes : il existe une paire de grandes cloisons dorsales courtes, stériles et dépourvues de filament mésentérique, et enfin une paire de grandes cloisons transversales latérales, fertiles et munies d'un filament mésentérique (fig. 1, *f*) ; ces divers septes délimitent une petite loge dorsale à faces musculaires internes ou externes et deux grands espaces latéraux divisés par les cloisons transversales à faces musculaires ventrales. Généralement, à ces cloisons primaires s'ajoutent une, deux ou trois paires de cloisons secondaires courtes, complètes, atteignant le pharynx au voisinage des cloisons primaires centrales et dorsales, et déterminant ainsi 4 zones d'accroissement symétriques, deux zones latéro-ventrales et deux zones latéro-dorsales.

Enfin la paroi externe du cœnenchyme colonial des Antipathaires est lisse alors que celle des Zoanthidés et des Gérardiidés est granuleuse, car elle secrète une substance visqueuse capable d'agglutiner des grains de sable et divers débris organiques ténus (spicules d'Eponges, de Gorgones, de Pennatules, tests de Foraminifères et de Radiolaires).

Par l'anatomie de ses polypes *Gerardia* diffère donc nettement des Antipathaires alors qu'elle offre de grandes analogies avec les Zoanthidés. Cependant, contrairement à ceux-ci, *Gerardia* présente, à l'état adulte, un polypier arborescent comparable à celui des Antipathaires. Les jeunes colonies de *Gerardia* sont molles et encroûtantes et leur habitus est semblable à celui de petites colonies de la plupart des Zoanthidés : ce n'est que secondairement qu'elles secrètent une substance cornée dont l'accumulation constitue un véritable polypier. En effet, la jeune colonie recouvre promptement le support sur lequel elle s'est primitivement fixée (colonies de Gorgonaires (*Muricea placomus, Gorgonia subtilis)* œufs de Poissons (squales ou raies), et croissant très rapidement, excède bientôt les limites de son support. Or, la surface ectodermique basilaire de *Gerardia* qui demeure en contact avec le substratum secrète une lamelle de substance cornée qui, par adjonction de nouvelles couches s'épaissit peu à peu et donne naissance au polypier. Petit à petit celui-ci envahit la totalité du support, le dépasse, et forme des rameaux indépendants qui prolongent ou relient les branches de la Gorgone primitive. Il y a donc parasitisme, puisque l'Octocoralliaire choisi est rapidement étouffé par le Zoanthaire, son axe squelettique demeurant, comme seul témoin de son existence, au centre même du polypier de *Gerardia*. Ce mode de parasitisme, unique parmi les

Zoanthaires, ne se retrouve chez aucun Antipathaire. Le polypier d'une colonie adulte de *Gerardia* est arborescent et noirâtre, d'où le nom de corail noir qui lui est habituellement donné par les pêcheurs méditerranéens. Sa surface est légèrement chagrinée mais entièrement dépourvue d'épines, contrairement à celle des polypiers d'Antipathaires qui est lisse, brillante, chargée d'épines. Sa texture est fragile et cassante.

En fait les caractères morphologiques et anatomiques les plus typiques des polypes de *Gerardia* montrent nettement que cet Hexacoralliaire est voisin des Zoanthidés et diffèrent des Antipathaires. *Gerardia* appartient donc aux Zoanthaires, mais comme il possède un axe squelettique corné il est nécessaire de la placer dans une famille spéciale, celle des Gérardiidés. Cette famille sert de terme de passage entre les Zoanthaires et les Antipathaires, et les résultats de l'analyse chimique du polypier ne feront que confirmer ces conclusions zoologiques.

II. — Caractères biochimiques des Antipathaires et de « Gerardia ».

Le squelette corné de nombreux Gorgonaires renferme des scléroprotéines iodées et, accessoirement, bornées, que l'on désigne sous le nom de gorgonines et dont la composition en acides aminés a permis de contrôler la classification de nombreux genres dans le cadre d'une même famille. Les recherches poursuivies dans ce domaine par M. Eysseric-Lafon et l'un de nous [1] ont été récemment étendues à des Antipathaires et à *Gerardia savaglia* (Bertolini) et leurs résultats sont complémentaires de ceux exposés dans le paragraphe précédent. Ils constituent à cet égard un exemple de l'intérêt que présente la biochimie comparée pour l'établissement de critères d'individualité dans la classification des groupes zoologiques.

Les Antipathaires des genres *Antipathes* et *Cirripathes* se distinguent des Gorgonaires non seulement par leurs caractères morphologiques, mais aussi par la composition des scléroprotéines de leur axe corné. Celles-ci ne sauraient être comparées à aucune protéine actuellement décrite, ce qui justifie leur séparation des gorgonines, avec lesquelles on a les a longtemps confondues, et nous les avons désignées sous le nom d'antipathines. Leur caractère

1. Sur la spécificité de composition des scléroprotéines iodées présentes dans l'axe corné de divers Anthozoaires (Hexacoralliaires et Octocoralliaires) ; par J. Roche et Mme Esseric-Lafon, *C. R. Acad. Sc.*, t. 230, 1950, p. 146.

Sur l'existence de deux types de scléroprotéines (antipathines et gorgonines), chez les Coralliaires ; par J. Roche et Mme Esseric-Lafon, *C. R. Acad. Sc.*, t. 231, 1950, p. 152.

le plus spécifique est une teneur très élevée en histidine (de 17,6 à 12,4 % au lieu de 2,8 à des traces dans les gorgonines et les protéines de soutien d'autres Zoanthaires). Il était dès lors important de rechercher si le constituant protéique de l'axe corné de *Gerardia savaglia* (Bertolini) est ou non une antipathine, ce que permet de discuter l'ensemble des données réunies dans le tableau suivant.

Teneurs en halogènes et en acides aminés d'antipathines de *Gerardia* et des divers Antipathaires (*Antipathes* et *Cirripathes*).

Halogène et acide aminé	*Gerardia savaglia* (Bertoloni)	*Antipathes myriophylla* Pallas	*Antipathes subpinnata* Ellis et Solander	*Cirripathes anguina* Dana	*Cirripathes spiralis* (Pallas)
1 %	0,80	2,18	1,29	2,90	4,07
Br %	0,08	—	—	—	0,20
Monoiodotyrosine	traces	0,50	0,50	4,40	7,14
Diiodotyrosine	1,40	1,40	0,95	2,10	2,20
Tyrosine non halogénée	7,80	4,45	3,50	5,90	6,73
Tyrosine totale	8,47	5,31 [1]	4,41 [1]	9,30 [1]	12,00
Arginine	4,10	3,05	3,05	3,30	3,25
Histidine	13,10	12,45	15,40	15,35	17,60
Lysine	6,00	12,75	10,95	6,85	6,60
Glycocolle	23,00	14,60	13,90	16,40	12,36
Leucine	0,80	—	—	—	0
Valine	0,60	—	—	—	1,68
Tryptophane	1,30	0,80	0,60	1,20	1,60
Cystine	2,22	2,40	2,50	1,50	1,68
Méthionine	indos.	0,30	0,35	0,35	0,90
Sérine	2,50	3,50	4,30	2,50	2,30

1. Compte non tenu de la présence éventuelle de bromotyrosines.

Les scléroprotéines de deux *Antipathes* et celles de deux *Cirripathes* diffèrent sensiblement dans leurs teneurs en tyrosine totale [1] et en lysine, mais l'une et l'autre sont très riches en histidine. Elles constituent deux types d'antipathines dont chacun paraît propre à un genre, les écarts observés étant du même ordre de grandeur que ceux relevés entre les gorgonines de genres d'une même famille.

La protéine de *Gerardia* est très voisine de celle de *Cirripathes*, à sa teneur plus élevée en glycocolle près ; elle est peu différente des deux autres types d'antipathines étudiés. Sa composition en acides aminés permet de rapprocher *Gerardia savaglia* (Bertolini) des Anti-

1. Nous désignons sous le nom de tyrosine totale la somme : tyrosine non halogénée + tyrosine à l'état de combinaisons halogénées.

pathaires, et cela de manière beaucoup plus objective que ses teneurs en iode et en brome, car de très nombreuses scléroprotéines d'Anthozoaires renferment ces halogènes. Il en découle que, si *Geradia* est relié aux Zoanthaires par un ensemble ce caractères morphologiques, son polypier corné présente d'étroites analogies avec celui des Antipathaires, non seulement sur le plan anatomique, mais aussi sur le plan biochimique. La discussion de ces divers faits doit permettre de préciser les rapports des Gérardiidés avec les Zoanthidés et les Antipathaires.

III. — Sur la position systématique des Gérardiidés.

L'examen des caractères morphologiques et biochimiques des polypes et du polypier de *Gerardia savaglia* (Bertolini) nous paraissent permettre d'en préciser définitivement la position systématique. En effet, les recherches morphologiques et anatomiques effectuées sur ses polypes (nombre et disposition des tentacules et des cloisons, présence de deux zones latérales symétriques d'accroissement des septes, existence d'un seul siphonoglyphe) confirment l'organisation que des zoïdes (caractère différentiel de la classification des divers Ordres des Hexacoralliaires) est semblable à celle des Zoanthaires et nettement différente de celle des Antipathaires. Par ses caractères zoologiques *Gerardia* est donc un Zoanthaire mais, du fait que contrairement à tous les représentants de cet Ordre actuellement connus il possède un axe squelettique corné, il est indispensable pour tenir compte de cette particularité, de l'opposer à tous les autres Zoanthaires (Zoanthidés) et de le placer dans une famille spéciale (Gérardiidés). Or l'analyse chimique a révélé que la partie organique du polypier de *Gerardia* et celui de divers Antipathaires est constitué par des scléroprotéines d'un même type particulier, les antipathines. La présence de ces protéines dans un axe corné constitue un caractère biochimique d'une assez grande spécificité, car aucune autre scléroprotéine ne peut en être rapprochée. Les gorgonines des Gorgonaires en diffèrent profondément et il en est de même des spongines des Eponges cornées et de la protéine de soutien d'un autre Zoanthaire étudié (*Palythoa mammillosa* (Ellis et Solander)). Toutes celles-ci sont très pauvres en histidine (de 2,8 % à des traces), comme les diverses kératines et pseudokératines d'autres origines. Par contre, les scléroprotéines de soutien de *Gerardia* renferment de l'histidine à un taux très élevé (13,10 %), comme les antipathines d'*Antipathes* et *Cirripathes*. Il en découle que les Gérardiidés et les Antipathaires présentent un important caractère biochimique commun permettant non seulement de les distinguer des groupes zoologiques voisins, mais aussi de les en rapprocher.

Il résulte donc de nos recherches morphologiques et biochimiques que la famille des Gérardiidés doit être classée dans l'Ordre des Zoanthaires ; elle constitue un terme de passage entre les Zoanthidés et les Antipathaires.

Laboratoire de Malacologie du Muséum.